

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 005.591.3:582.394.754

А.Н. МЯЛИК, канд. биол. наук,
заведующий сектором сохранения и восстановления растительных ресурсов¹



Н.В. ГУДНАЯ
научный сотрудник
сектора сохранения и восстановления растительных ресурсов¹



Т.Г. КУЛАГИНА
научный сотрудник
сектора сохранения и восстановления растительных ресурсов¹



Д.Н.А. ЛУУ, доктор философии,
заведующий отделом
Вьетнамский Национальный музей природы
Вьетнамской академии наук и технологий, г. Ханой



В.В. ТИТОК, чл.-корр., доктор биол. наук,
главный научный сотрудник
лаборатории биоразнообразия растительных ресурсов¹
¹Центральный ботанический сад НАН Беларуси,
г. Минск, Республика Беларусь



Статья поступила 21.03.2025

ПРОГНОЗ ЭКСПАНСИИ *SALVINIA NATANS* L. В БЕЛАРУСИ

Цель – дать научно-обоснованный прогноз экспансии *Salvinia natans* (L.) All. в Беларуси на основе ретроспективного анализа ее распространения и данных популяционно-генетических исследований модельных популяций.

Материалы и методы. Обобщение фондовых и литературных данных, материалы экспедиционных исследований, методы молекулярной генетики по оценке variability и родства популяций растений.

Результаты. Выявлены изменения распространения теплолюбивого вида *Salvinia natans* (L.) All. начиная с 1950-х гг. по настоящее время, показывающие расширение естественных границ ее ареала в северо-западном и северо-восточном направлениях. С использованием молекулярных IPBS маркеров определена генетическая гетерогенность модельных популяций в ценоареале и в островных локалитетах, показывающая большую вариабельность естественных популяций. Выявление генетического родства между популяциями из различных частей ареала *Salvinia natans* (L.) All. показывает пути и способы проникновения диаспор вида на новоосвоенные территории, демонстрирующие смешение генофонда в экспансивных популяциях посредством орнитохории.

Заключение. Полученные данные позволяют прогнозировать более активное распространение *Salvinia natans* (L.) All. в западной части Беларуси, где экспансивные популяции, внедрившиеся в бассейн реки Щары, имеют относительно высокий адаптивный потенциал. В восточной части страны дальнейшее распространение вида в северном направлении является маловероятным, что обусловлено как гидрографическими особенностями территории, так и генетическими параметрами изученных популяций.

Ключевые слова: водные макрофиты, динамика ареалов, прогрессирующие виды, популяционная генетика.

MIALIK A.M., PhD in Biol. Sc.,

Head of Sector Conservation and Restoration of Plant Resources¹

HUDNAYA N.U., Researcher Sector Conservation and Restoration of Plant Resources¹

KULAHINA T.G., Researcher, Sector Conservation and Restoration of Plant Resources¹

LUU D.N.G., Doctor of Philosophy

Head of Nature Conservation Department,

Vietnam National Museum of Nature, Vietnam Academy of Science and Technology

TITOK V.V., Corresponding Member, Doctor of Biol. Sc.,

Assistant Professor, Director¹

¹Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk

FORECAST OF EXPANSION OF *SALVINIA NATANS* L. IN BELARUS

Objective. To provide a scientifically based forecast of the expansion of *Salvinia natans* (L.) All. in Belarus based on a retrospective analysis of its distribution and data from population genetic studies of model populations.

Materials and methods. Generalization of archive and literary data, materials of expeditionary research, methods of molecular genetics for assessing the variability and relationship of plant populations.

Results. Changes in the distribution of the heat-loving species *Salvinia natans* (L.) All. from the 1950s to the present have been revealed, showing the expansion of the natural boundaries of its range in the northwestern and northeastern directions. Using molecular IPBS markers, the genetic heterogeneity of model populations in the cenoareal and insular localities has been determined, showing a large variability of natural populations. Identification of the genetic relationship between populations from different parts of the range of *Salvinia natans* (L.) All. shows the ways and means of penetration of diaspores of the species into newly developed territories, demonstrating the mixing of the gene pool in expansive populations through ornitochory.

Conclusion. The obtained data allow us to predict a more active spread of *Salvinia natans* (L.) All. in the western part of Belarus, where expansive populations that have penetrated into the Shchara River basin have a relatively high adaptive potential. In the eastern part of the country, further spread of the species in the northern direction is unlikely, which is due to both the hydrographic features of the territory and the genetic parameters of the studied populations.

Keywords: aquatic macrophytes, habitat dynamics, progressive species, population genetics.

Научная новизна статьи

В статье впервые дан прогноз распространения редкого вида водных папоротников *Salvinia natans* (L.) All., который на фоне потепления климата проявляет экспансивные свойства и активно расширяет свой ареал в северном направлении. Комплексное использование методов сравнительной флористики и популяционной генетики позволило выявить вариабельность и генетическое родство отдельных популяций *Salvinia natans* (L.) All., что наряду с материалами ретроспективного анализа его распространения позволяет дать научно обоснованный прогноз дальнейшей экспансии Беларуси.

What this paper adds

The article provides the first forecast of the distribution of a rare species of aquatic ferns *Salvinia natans* (L.) All., which, against the background of global warming, exhibits expansive properties and actively expands its range in the northern direction. The integrated use of comparative floristry and population genetics methods made it possible to identify the variability and genetic relationship of individual populations of *Salvinia natans* (L.) All., which, along with the materials of a retrospective analysis of its distribution, allows us to give a scientifically based forecast of further expansion of Belarus.

Введение. В настоящее время в результате глобальных и региональных климатических изменений, а также возрастающей антропогенной нагрузки, происходит изменение распространения и численности популяций отдельных видов растений, что приводит к динамике их ареалов. Результаты исследований показывают, что ряд stenotопных видов с узкой экологической амплитудой неспособны адаптироваться к новым местным абиотическим и биотическим условиям, вызванным в первую очередь изменением климата, что влияет на их современное пространственное распределение. Для многих таких видов прогнозируется сокращение области распространения, поскольку их экологическая ниша больше не присутствует в местах, где вид ранее встречался [1]. Во флоре Беларуси к числу таковых относятся холодоустойчивые бореальные виды (*Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Linnaea borealis* L., *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.), которые значительно сократили свою численность и исчезли в южной части страны, где отмечались ранее у южной границы ареалов или в островных местообитаниях [2]. Однако на фоне повсеместного сокращения холодоустойчивых видов, для многих теплолюбивых растений с противоположными экологическими требованиями установлено расширение ареала в более высокие широты [3], что может сопровождаться проявлением ими экспансивных свойств и иметь негативные экологические последствия, сопоставимые с распространением чужеродных инвазионных

видов. Спорным остается также флоргенетический статус данных видов на новоосвоенных территориях, при определении которого должны учитываться пути и способы их проникновения, занимаемые местообитания (естественные или синантропные), удаленность от естественного ареала и ряд других параметров, используемых в сравнительной флористике. В понимании Н.В. Козловской [4] аборигенные виды с расширяющимся ареалом следует относить к числу прогрессирующих и намеренно не причислять к адвентивной фракции флоры, поскольку их ареалы расположены вблизи изучаемой территории и имеют тенденцию к прогрессивному расширению, продвигаясь как естественным путем, так и при содействии антропогенных факторов. По мнению Л.А. Агафоновой к категории несинантропных прогрессирующих видов следует относить ту часть прогрессирующих видов, расселение которых осуществляется естественным путем вследствие рассеивания диаспор и их закрепления на новых местах. Распространение данных несинантропных прогрессирующих видов характеризуется, как правило, низкими темпами, локальностью изначальных мест расселения и их малым удалением от исходных ареалов [5].

Одним из аборигенных видов флоры Беларуси, проявляющим в последние годы активную тенденцию к распространению в северном направлении и образованию устойчивых популяций в естественных водных экосистемах, является *Salvinia natans* (L.) All. С

учетом способности данного вида образовывать сплошные моновидовые заросли на водной поверхности, и угнетать или вытеснять, тем самым, других макрофитов, определяются возможные негативные экологические последствия ее экспансии в водоемы центральной и северной частей Беларуси.

Вышесказанным определяется актуальность и цель данной работы – дать прогноз экспансии данного вида с учетом ретроспективного анализа его распространения, выявления генетического родства прогрессирующих популяций и оценки их адаптивного потенциала с использованием молекулярных маркеров.

Материалы и методы исследования. *Salvinia natans* (L.) All. (сальвиния плавающая, сальвінія пльвучая) – однолетний водный папоротник из семейства Salviniaceae с плавающим на поверхности воды тонким стеблем длиной до 15 см, на котором находятся мутовки из трех листьев (рисунок 1а). Из них 2 листа цельные, яйцевидно-эллиптические со слегка сердцевидным основанием, находятся на поверхности воды. Третий продольный лист рассечен на нитевидные доли, участвует в всасывании воды, питательных веществ, а также в стабилизации положения растения. У основания подводных листьев находятся гроздь из 4–8 шаровидных сорусов, содержащих микро- и макроспорангии, из которых развиваются мужские и женские гаметофиты. Этот теплолюбивый вид в естественном виде произрастает в Африке, южной части Европы, Западной Сибири, в умеренной и тропической зоне Восточной Азии [6]. В Беларуси находится на северной границе ареала и встречается преимущественно в южной части страны в бассейнах рек Западного Буга, Припяти и Днепра (рисунок 1б).

Произрастает *S. natans* в небольших, хорошо прогреваемых водоемах (материковых и пойменных озерах, заводях рек) со стоячей водой, откуда может выходить в реки, где встречается обычно в прибрежной зоне. Лимитирующими факторами для данного вида является трансформация пойменных озер в

результате гидромелиорации и загрязнения вод промышленными и бытовыми стоками. Вид включен в Красную книгу Республики Беларусь (IV категория охраны) и в Приложение I Бернской конвенции [6].

Для изучения динамики ареала *S. natans* использованы материалы экспедиционных ботанических исследований, проведенных в 2022–2024 гг. на территории Беларуси, данные литературы [8–10], гербарных коллекций (MSKH, MSKU, MSK, GMU) и интернет-платформы по изучению биоразнообразия inaturalist.org [11], позволяющие оценить распространение данного вида в прошлом (начале 1950-х гг.) и в настоящее время.

Для выявления генетического родства популяций *S. natans* и их адаптивного потенциала подробно изучено 7 модельных популяций из различных частей ареала, характеристика которых приводится по следующему плану: А) положение в ареале и водосборном бассейне рек; Б) географическое расположение; В) описание фитоценоза, оценка состояния; Г) способ документирования.

Каменец

А) островной локалитет за северной границей ареала, бассейн реки Лесной (Западный Буг), Б) Брестская обл., Каменецкий р-н, окрест. д. Новицковичи, В) рыболовный пруд, совместно с ряской малой, достаточно редко; Г) <https://www.inaturalist.org/observations/185454989>, гербарий MSKH;

Кривошин

А) островной локалитет за северной границей ареала, бассейн реки Щары (Неман), Б) Брестская обл., Ляховичский р-н, окрест. д. Кривошин; В) парковый пруд, сплошным ковром, очень часто, Г) <https://www.inaturalist.org/observations/181073471>, гербарий MSKH;

Пинск

А) в пределах ареала, бассейн реки Припять, Б) Брестская обл., Пинский р-н, окрест. г. Пинск; В) заводь реки, среди макрофитов, часто, Г) <https://www.inaturalist.org/observations/184405446>, гербарий MSKH;

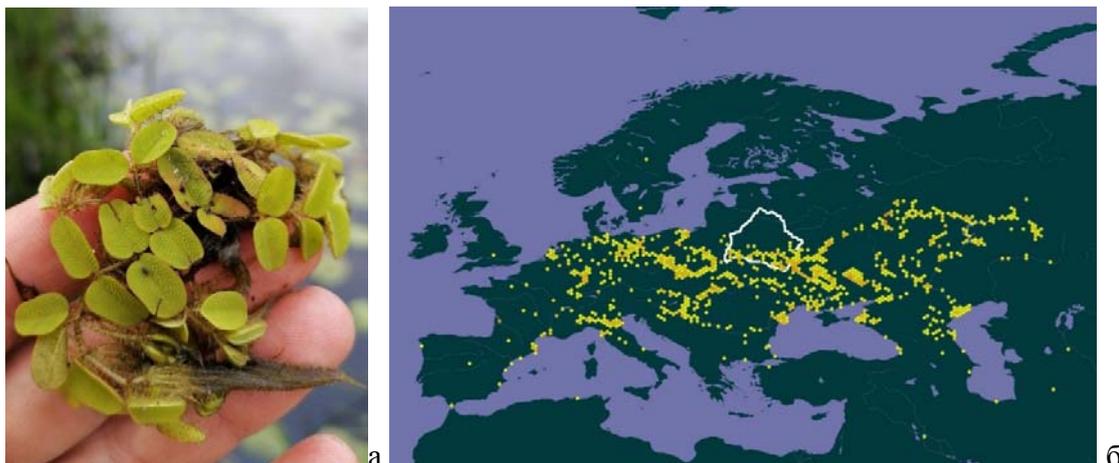


Рисунок 1. – Общий вид *Salvinia natans* (L.) All. (а) и ее ареал в Европе (б) согласно gbif.org [7]

Щара

А) островной локалитет за северной границей ареала, бассейн реки Щары (Немана), Б) Брестская обл., Ивацевичский р-н, окрест. д. Чемелы, В) заводь реки среди водокраса лягушачего, часто, Г) <https://www.inaturalist.org/observations/181073171>, гербарий MSKH;

Мухавец

А) в пределах ареала, бассейн реки Мухавец (Западный Буг); Б) Брестская обл., Брестский р-н, окрест. г. Брест; В) заводь реки, очень часто, сплошным ковром; Г) <https://www.inaturalist.org/observations/241275872>, гербарий MSKH;

Стрельск

А) в пределах ареала, бассейн реки Припять, Б) Гомельская обл., Мозырский р-н, окрест. д. Стрельск; В) у берега реки, изредка; Г) <https://www.inaturalist.org/observations/240007585>, гербарий MSKH;

Рогачев

А) у северной границы ареала, бассейн реки Днепр; Б) Гомельская обл., Рогачевский р-н, окрест. д. Лучин, В) старичное озеро, совместно с ряской малой и чилимом, не редко, Г) <https://www.inaturalist.org/observations/240005638>, гербарий MSKH.

В каждой изученной популяции кроме оценки ее численности и состояния проведен отбор образцов (один внешне здоровый лист промытый в дистиллированной воде и высушенный в силикагеле) для молекулярно-генетических исследований из 5 отдельных

растений. Для выделения ДНК использовали набор реагентов «ДНК-Экстрэн-3» (Синтол, Россия). В исследовании использовали 30 iPBS праймеров [12]. ПЦР проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 25 нг ДНК, 5 мкл готовой смеси для ПЦР ScreenMix (Евроген, Россия), 1 мМ праймера для 12–13 п.н. праймеров или 0,6 мМ для 18 п.н. праймеров, и воды. Программа ПЦР состояла из: 1 цикла при 95°C в течение 5 мин; 38 циклов при 95°C в течение 15 с, отжиг проводили при температуре 49,6–65,2°C (в зависимости от праймера) в течение 60 с, элонгация 68°C в течение 90 с. Финальная элонгация проводилась при 72°C в течение 8 мин. Амплификацию проводили в программируемом терморегуляторе C1000 Touch Thermal Cycler (MJ Research Inc., Bio-Rad Laboratories, США). Электрофорез проходил при напряжении в 65V на протяжении 5 часов в 2% агарозном геле, для окрашивания которого использовали бромид этидия в течение 30 минут и визуализировали с использованием системы UV Imager Gel Doc XR+ (Bio-Rad, США). Для построения бинарных матриц на основе изображений электрофорезов использовалась программа PyElph 1.4. Все фрагменты ДНК, которые можно точно распознать, рассматривались как единичные доминантные локусы. Наличие или отсутствие фрагментов обозначали как «1» или «0» соответственно. Полученные данные в виде бинарной матрицы, обрабатывали с помощью программы PopGene 1.31 для расчета следующих параметров: доля полиморфных локусов, генетическое разнообразие Нея и

поток генов среди популяций. Программный пакет GenALEx 6.5 для MS Excel использовали при расчете величины информационного полиморфизма (PIC), среднего генетического расстояния, анализа молекулярной вариации (AMOVA) и анализа главных координат (PCoA). Для построения дендрограммы методом ward.D2 использовали пакет Stats для R.

Результаты и их обсуждение. Ретроспективный анализ распространения *S. natans* показывает, что в начале 2000-х гг. этот вид изредка отмечался только в пределах Белорусского Полесья в бассейнах рек Припять, Днепр, Сож и Западный Буг (рисунок 2), что являлось основанием отнесения его к категории охраняемых. Здесь он был приурочен к долинам отмеченных рек, где произрастал в старичных озерах, прудах и заводях. В последние годы наметилась тенденция увеличения числа известных мест произрастания данного вида как в пределах Белорусского Полесья, так и в новых локалитетах, расположенных к северу на 40–130 км. Впервые *S. natans* была отмечена на значительном удалении от северной границы ареала в 2020 г. в окрест. д. Чемелы Ивацевичского района, что свидетельствует о ее проникновении в бассейн реки Щары и Неман [13]. В последующие годы этот вид был обнаружен ниже по течению реки Щары на территории Барановичского района [14], а также в прудах Ляховичского района Брестской области. Прогрессивное распространение *S. natans* в северном направлении характерно и для бассейна Западного Буга, где этот вид отмечен в окрест. г. Каменец [15] у южных границ Национального парка «Беловежская Пуца». В пределах бассейна реки Днепр *S. natans* зарегистрирована в водоемах Пуховичской равнины, что является наиболее удаленным местом произрастания вида от северной границы естественного ареала [16]. Более часто вид стал отмечаться и в пределах естественного ареала – например, в прудах и мелиоративных каналах Кобринского, Жабинковского, Пинского, Лельчицкого и Житковичского районов. Вышесказанное, с учетом роста общей численности ранее известных популяций, позволят отнести *S. natans* к категории прогрессирующих аборигенных видов, расширение ареала которого, без всякого сомнения, обусловлено потеплением климата. К

аналогичным данным пришли и российские исследователи, оценив изменения в распространении *S. natans* начиная с начала XX столетия, показывающее расширение ареала к северу до 200 км. При этом экспансия вида происходит на фоне заметного повышения среднегодовых температур, что подтверждается расширением ареала этого вида в европейской части России, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке [17].

Стремительное расширение ареала *S. natans* и ее внедрение в естественные водоемы и водотоки, а также проявление ею там экспансивных свойств ставит под сомнение не только необходимость охраны данного вида, но и требует прогноза дальнейшего его распространения в северном направлении с целью оценки потенциальных негативных экологических последствий. Для решения данной проблемы была выполнена оценка генетического родства и разнообразия модельных популяций *S. natans* с использованием IPBS праймеров 2383 и 2078, для которых были получены четкие фрагменты ДНК с полиморфными локусами. Для них, соответственно, определено 37 и 40 локусов из которых 28 и 37 оказались полиморфными. Средняя доля полиморфных локусов для этих праймеров составила 83,58%, а значения меры информационного полиморфизма (0,22 и 0,30), что позволяет использовать данные маркеры для дальнейших расчетов.

Результаты исследований показывают, что популяции Пинск, Стрельск и Мухавец, расположенные в естественной части ареала *S. natans*, характеризуются более высокими параметрами генетического разнообразия (таблица 1) и, что вполне естественно, обладают более высоким адаптивным потенциалом.

Для них выявлены наиболее высокие значения доли полиморфных локусов (от 45,45 до 53,25%), а также значения генетического разнообразия Нея (от 0,16 до 0,21). Полученные данные согласуются с общей численностью и состоянием изученных популяций, поскольку наиболее высокие показатели выявлены для популяции Мухавец, где *S. natans* в наибольшей мере проявляет экспансивные свойства образуя сплошные заросли на значительном протяжении акватории реки Мухавец в пределах города Бреста.

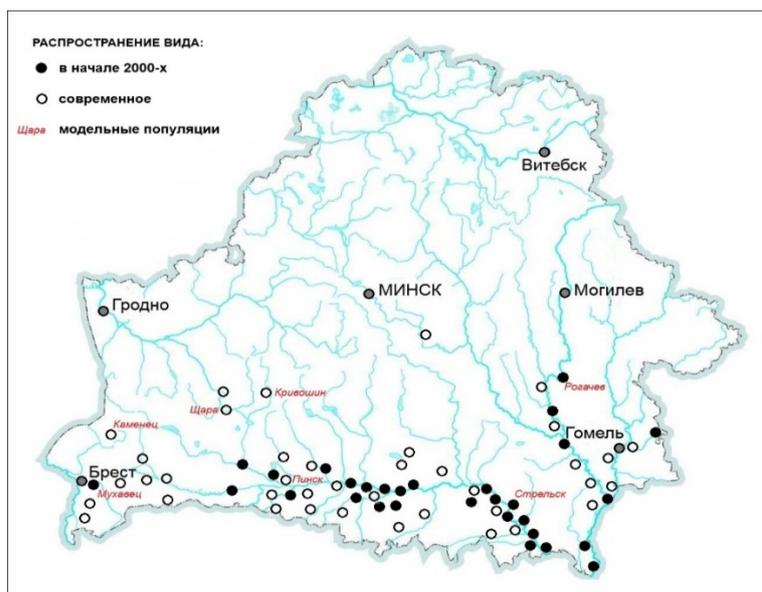


Рисунок 2. – Современное распространение *Salvinia natans* (L.) All. (a) на территории Беларуси и расположение модельных популяций

Модельная популяция Рогачев, расположенная у северной границы естественного ареала *S. natans* характеризуются меньшими значениями генетического разнообразия, что объясняется ее краевым положением.

Доля полиморфных локусов в ней составляет только 40,26%, а значение генного разнообразия Нея опускается до 0,15.

Наиболее низкие показатели генетического разнообразия свойственны островным популяциям, обнаруженным в последние годы на значительном удалении от ценоареала *S. natans*. Большой гетерогенностью из них выделяются популяции Кривошин и Щара, в которых уровень генетического разнообразия Нея составляет 0,15, что на треть меньше в сравнении с аналогичными показателями для естественных популяций. Еще более генетически обедненной является модельная популяция Каменец, характеризующая на момент обследования наименьшей численностью растений. Таким образом, полученные данные, демонстрирующие генетическую обедненность краевых популяций, согласуются с «эффектом основателя», заключающимся в снижении генетического разнообразия при заселении малым количеством представителей рассматриваемого вида новой географической территории [18]. Схожие закономерности утраты генетического разнообразия

отмечены для близкородственного вида *S. minima* при ее экспансии из восточной части США в западные штаты [19]. Учитывая вышесказанное, а также относительно низкий уровень потока генов между популяциями (0,80), можно констатировать невысокий адаптивный потенциал *S. natans* в новых островных местообитаниях за северной границей естественного ареала.

Отмеченные данные, наряду с преобладанием у данного вида внутрипопуляционной изменчивости (78% по результатам AMOVA), указывают на изолированность популяций *S. natans*, что также подтверждает незначительный уровень их генетической дифференциации и, как следствие, невысокую пластичность и способность приспосабливаться к изменяющимся условиям среды на новоосвоенных этим видом территориях.

Вполне вероятно, что суровые или продолжительные зимы, возможность которых нельзя исключать в ближайшие годы, могут стать важным лимитирующим фактором дальнейшего распространения *S. natans* в северном направлении, а также существенно сокращать численность растений в уже известных популяциях за пределами естественного распространения.

Таблица 1. – Параметры генетического разнообразия изученных популяций *Salvinia natans* L.

Положение в ареале	Модельная популяция	Доля полиморфных локусов (%)	Генетическое разнообразие Нея	Поток генов между популяциями
В пределах ценоареала	Пинск	51,95	0,21 ± 0,03	0,80
	Стрельск	45,45	0,16 ± 0,02	
	Мухавец	53,25	0,20 ± 0,02	
У северной границы	Рогачев	40,26	0,15 ± 0,02	
Прогрессирующие популяции за северной границей	Каменец	31,17	0,12 ± 0,02	
	Кривошин	38,96	0,15 ± 0,02	
	Щара	36,36	0,15 ± 0,02	

Значительный теоретический интерес представляет также выявление родства между естественными и прогрессирующими популяциями, что позволяет определить их генезис, а также пути и способы дальнейшего распространения диаспор изучаемого вида. Для этих целей с учетом значений генетического расстояния Нея (таблица 2) построена дендрограмма, демонстрирующая генетическое родство модельных популяций *S. natans* (рисунок 3).

Оценивая сходство изученных популяций *S. natans* на основе полученных данных можно отметить, что все модельные популяции разделяются на 2 основных кластера, однако место отдельных популяций в них не всегда соответствует их географической локализации. Вполне объяснимо, что популяции Пинск и Стрельск, расположенные в бассейне реки Припять в пределах естественного ареала вида, характеризуются значительным генетическим родством. Генетически близкой к ним является экспансивная популяция Щара, расположенная в островном ло-

калитете за северной границей ареала *S. natans*. Полученные данные экспериментально подтверждают, что экспансия данного вида в бассейн реки Неман осуществилась из бассейна Припяти, вероятно, при участии мигрирующих водоплавающих птиц.

В отдельном кластере находятся также популяции из бассейна реки Западный Буг – Мухавец и Каменец. Между ними также выявлена высокая степень генетического родства, что также проясняет генезис популяции Каменец в прогрессирующей части ареала *S. natans* на западе Беларуси. Согласно построенной дендрограмме в одном кластере с ними находится также популяция Кривошин из бассейна реки Неман. Вероятно, ее происхождение также связано с миграцией водоплавающих птиц, поскольку последняя находится в изолированном парковом пруду.

Схожие особенности отмечены для популяции Рогачев, расположенной в бассейне Днепра на территории восточной части Беларуси.

Таблица 2. – Матрица парных генетических сходств (над диагональю) и расстояний Нея (под диагональю) для модельных популяций *Salvinia natans* L.

Популяция	Каменец	Кривошин	Пинск	Щара	Мухавец	Стрельск	Рогачев
Каменец	-	0,87	0,84	0,85	0,88	0,83	0,86
Кривошин	0,14	-	0,86	0,87	0,85	0,81	0,82
Пинск	0,17	0,15	-	0,90	0,87	0,88	0,83
Щара	0,16	0,14	0,11	-	0,88	0,86	0,87
Мухавец	0,13	0,16	0,14	0,13	-	0,88	0,85
Стрельск	0,18	0,21	0,13	0,15	0,13	-	0,84
Рогачев	0,15	0,19	0,19	0,13	0,16	0,17	-

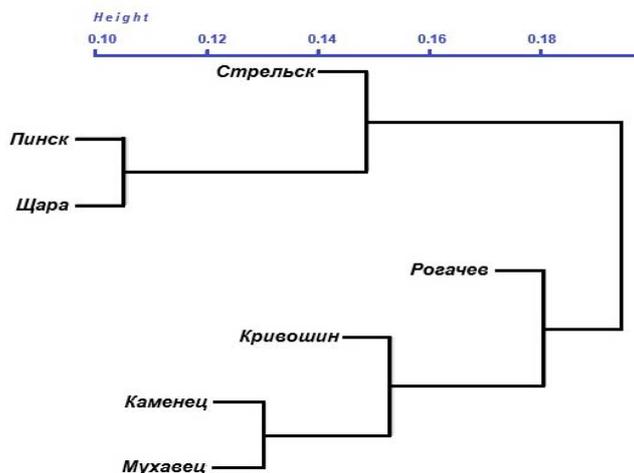


Рисунок 3. – Дендрограмма на основе генетического расстояния Нея, показывающая взаимосвязь между изученными популяциями *Salvinia natans* L.

Согласно дендрограмме, построенной на основе генетического расстояния Нея, она более близка популяциям *S. natans* из бассейна Западного Буга, что не согласуется с их значительным удалением до 400 км.

Данная особенность может быть объяснена только возможностью заноса диаспор с помощью орнитохории. Последнее косвенно подтверждается нахождением модельной популяции Рогачев в пределах обособленного старичного озера в пойме реки Днепр. Вполне вероятно, что другие популяции *S. natans* с территории Рогачевского района, известные еще с конца XX столетия, могут быть близки популяциям из бассейна Днепра и Сожа. Таким образом, данные, касающиеся генетического родства популяций *S. natans*, с одной стороны проясняют генезис экспансивных популяций, а с другой подтверждают характерную особенность представителей гидрофильной флоры – возможность активного распространения с помощью водоплавающих птиц.

Обобщая данные ретроспективного анализа распространения *S. natans* начиная с 1950-х гг. (рисунок 3), параметры варибельности модельных популяций и значения их генетического родства, можно сделать следующий прогноз дальнейшего распространения этого вида.

На протяжении более чем 70-летнего периода продолжается неуклонное расширение ареала *S. natans* в Беларуси в северном направлении. Если в начале 1950-х гг. (рисунок 3а), этот вид встречался только в среднем

и нижнем течении реки Припять, то уже к началу 1980-х гг. (рисунок 3б), *S. natans* была отмечена в бассейне Западного Буга, а также стала более часто регистрироваться в юго-восточной части Беларуси. В конце 1990-х – начале 2000-х гг. (рисунок 3в) *S. natans* значительно расширила область распространения в пределах юго-восточной части Беларуси, однако на западе страны граница этого вида практически не изменилась. В первые десятилетия XXI столетия наибольшим изменениям подверглась граница ареала *S. natans* именно в западной части Беларуси, что, возможно, объясняется более мягкими зимами в данном регионе, а также более продолжительным вегетационным периодом.

Обобщая полученные данные, можно предположить следующие сценарии дальнейшего распространения *S. natans*, наиболее вероятные в ближайшие годы. Более активная экспансия данного вида ожидается в западной части Беларуси, что обусловлено как естественными природными факторами (направление течения рек Щара и Неман в северо-западном направлении), так и заносом диаспор *S. natans* из различных частей ареала – бассейнов Припяти и Западного Буга. Соответственно смешивание генетического фонда различного генезиса в будущем может обеспечить адаптивное преимущество экспансивным популяциям в бассейне реки Щары, что уже доказано на примере некоторых инвазионных видов [20].

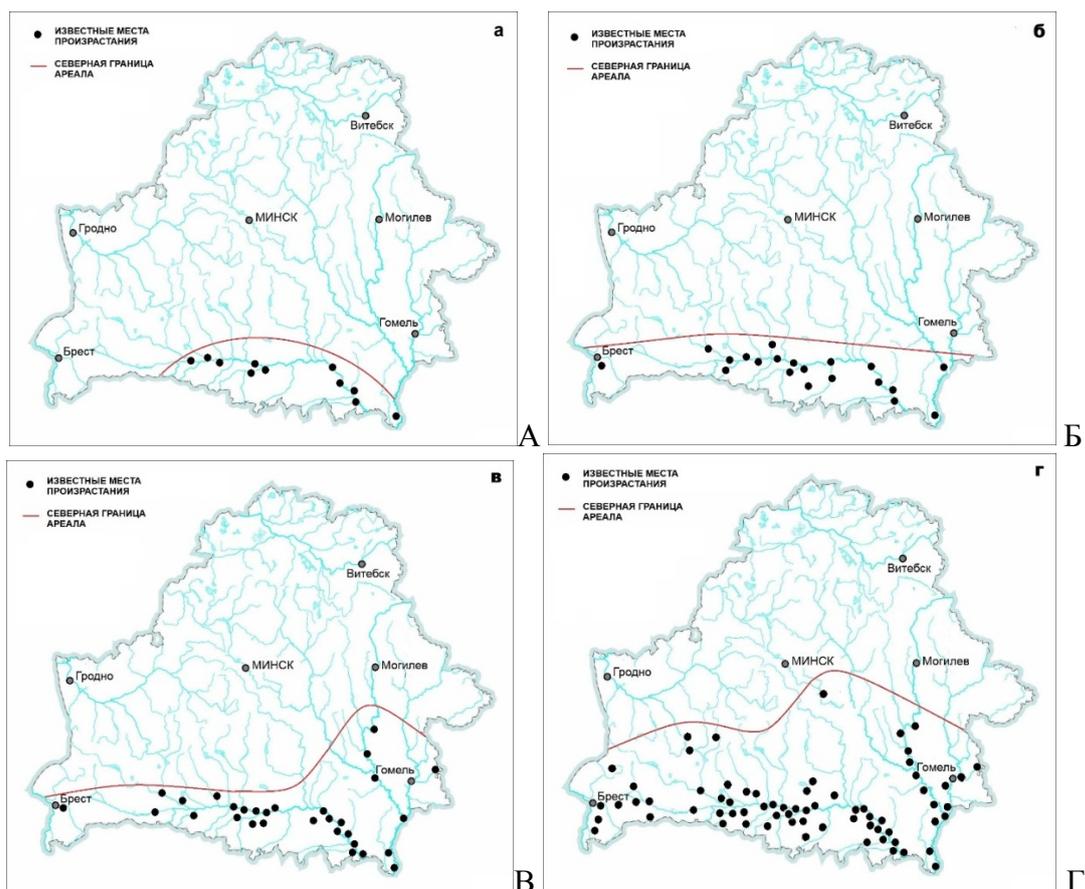


Рисунок 3. – Динамика ареала *Salvinia natans* (L.) All. в Беларуси: а) начало 1950-х гг., б) начало 1980-х гг., в) начало 2000-х гг., г) современное распространение

В восточной части страны наиболее вероятным является сценарий более широкого распространения *S. natans* в бассейнах рек Березина, Друть и Птичь к югу от уже известного местообитания данного вида в Пуховичском районе. Однако, учитывая невысокие значения варибельности краевых популяций, дальнейшее активное распространение *S. natans* в северном направлении является маловероятным.

Заключение. В результате проведенных исследований выполнен ретроспективный анализ распространения редкого теплолюбивого вида водных экосистем *S. natans*, показывающий значительное расширение его ареала в северо-западном и северо-восточном направлениях за последние 70 лет. Данные популяционной-генетической оценки этого вида показывают генетическую обедненность краевых и экспансивных популяций, чем определяется их невысокий адаптивный потенциал, а также малая вероятность даль-

нейшего активного распространения в северном направлении. Однако результаты оценки генетического родства экспансивных популяций, демонстрирующие смешение генетического фонда различного происхождения, могут обеспечить отдельным популяциям *S. natans* высокую устойчивость и пластичность. С учетом вышесказанного, а также принимая во внимание естественные природные особенности, наиболее активное распространение данного вида ожидается в западной части Беларуси – в бассейн реки Неман.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант БРФФИ-ВАНТ 2023, № Б23В-005, QTBY01.03/23-24).

Список литературы

1. Extinction risk from climate change / C. D. Thomas [et al.] // *Nature*. – 2004. – No. 427. – P. 145–148.
2. Мялик, А. Н. Эколого-географические особенности пограничных видов флоры Припятского Полесья / А. Н. Мялик // *Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси*. – Минск, 2016. – Вып. 45. – С. 71–82.
3. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming / I. C. Chen [et al.] // *Science*. – 2011. – No. 333. – P. 1024–1026.
4. Козловская, Н. В. Адвентивные и прогрессирующие виды во флоре Белоруссии / Н. В. Козловская // *Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперимент. бот. им. В. Ф. Купревича Акад. наук БССР*. – Минск, 1978. – Вып. XX. – С. 88–95.
5. Агафонова, Л. А. Прогрессирующие виды и их положение в структуре адвентивного элемента флоры / Л. А. Агафонова // *Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы : материал. Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казан. бот. школы, 23–27 янв. 2006 г.* – Казань, 2006. – Ч. 2. – С. 134–136.
6. Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / М-во природ. ресурс. и охран. среды Респ. Беларусь, Нац. акад. наук Беларуси ; гл. редкол.: Л. И. Хоружик (предс.) [и др.]. – 4-е изд. – Минск : Беларус. энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 445 с.
7. *Salvinia natans* (L.) All. / Global Biodiversity Information Facility. URL.: <https://www.gbif.org/species/527485> (date of access: 13.03.2025).
8. Михайловская, В. А. Флора Полесской низменности / В. А. Михайловская. – Минск : Изд-во АН БССР, 1953. – 453 с.
9. Чырвоная кніга Беларускай ССР : рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення віды жывёл і раслін / Дзярж. кам. Беларус. ССР па ахове прыроды [і інш.]. – Мінск : Беларус. Сав. энцыкл. імя П. Броўкі, 1981. – 286 с.
10. Флора Беларусі. Сосудистые растения : в 6 т. / Р. Ю. Блажевич [и др.] ; под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. наука, 2009–2023. – Т. 1. – 2009. – 199 с.
11. *Salvinia natans* (L.) All. / A Community for Naturalist. – URL.: https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=168405. (date of access: 13.03.2025).
12. iPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation/ R. Kalendar et. all // *TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet.* – 2010. – Vol. 121. – No. 8. – P. 1419–1430.
13. Мялик, А. Н. Новые флористические находки редких и охраняемых аборигенных видов на территории Беларуси / А. Н. Мялик, А. В. Кручонок, А. Л. Гулис // *Изв. Гомельск. гос. ун-та им. Ф. Скорины. Естеств. науки*. – 2021. – № 3 (126). – С. 48–54.
14. Balcevicz, P. *Salvinia natans*. Researchgrade Observations. 2022. / A Community for Naturalist. URL.: <https://www.inaturalist.org/observations/137337713> (date of access: 13.03.2025).
15. Kravchuk, S. *Salvinia natans*. Researchgrade Observations. 2022. / A Community for Naturalist. – URL.: <https://www.inaturalist.org/observations/187792467> (date of access: 13.03.2025).
16. Савицкая, К. Л. Структура флоры водоемов и водотоков Пуховичской равнины / К. Л. Савицкая // *Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси*. – Минск, 2024. – Вып. 53. – С. 28–37.
17. Конотоп, Н. К. Редок ли в России водный папоротник *Salvinia natans* (Salviniaceae)? / Н. К. Конотоп, Ю. С. Виноградова, Е. В. Чемерис, А. А. Бобров // *Биология внутренних вод*. – 2023. – № 2. – С. 134–145.
18. Кайданов, Л. З. Генетика популяций / Л. З. Кайданов. – М. : Высш. Школа, 1996. – 320 с.
19. Rove, C. Genomic Variation of Introduced *Salvinia minima* in Southeastern United States / C. Rove, D. Hauber, P. Wolf // *Aquatic Botany*. – 2018. – No 151. DOI:10.1016/j.aquabot.2018.07.011.
20. Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity / A. Smith [et al.] // *PNAS*. – 2020. – Vol. 117, N8. – P.4218–4227.

References

1. Thomas C., Cameron A., Green R., Bakkenes M. Extinction risk from climate change. *Nature*. 2004. No. 427. pp. 145–148.
2. Myalik A.N. *Ekologo-geograficheskiye osobennosti pogranichnykh vidov flory Pripyatskogo Poles'ya* [Ecological and geographical features of border species of flora of Pripyat Polesie]. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (research)]. 2016, no 45, pp. 71–82 (In Russian)
3. Chen C., Hill J., Ohlemüller R. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*. 2011. No. 333. pp. 1024–1026.
4. Kozlovskaya N.V. *Adventivnyye i progressivnyye vidy vo flore Belorussii* [Adventive and progressive species in the flora of Belarus]. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (research)]. 1978, no 20, pp. 98–95 (In Russian)
5. Agafonova L.A. *Progressivnyye vidy i ikh polozheniye v stadii adventivnogo elementa flory* [Progressive species and their position in the stage of adventive element of flora]. *Voprosy obshchey botaniki: traditsii i perspektivy. Sbornik materialov Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii* [General Botany Issues: Traditions and Prospects. Collection of Materials of the International Scientific Conference]. Kazan, 2006, pp. 134–136. (In Russian)
6. *Krasnaya kniga Respubliki Belarus'. Rasteniya: redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy dikorastushchikh rasteniy* [Red Book of the Republic of Belarus. Plants: rare and endangered species of wild plants]. sub. general ed. L.I. Khoruzhik. Minsk, Belaruskaja encyclopedya, 2015, 445 p. (In Russian)
7. *Salvinia natans (L.) All.* Global Biodiversity Information Facility. Available at: <https://www.gbif.org/species/527485>. (accessed: 13.03.2025).
8. Mikhailovskaya V.A. *Flora Poleskoy nizmennosti* [Flora of the Polesie Lowland]. Minsk, Izdatel'stvo AN BSSR, 1953. 453 p. (In Russian)
9. *Čyrvonaja kniha Bielaruskaj SSR : redkija i tyja, što znachodziacca pad pahrozaj zniknennia vidy žyviol i raslin* [Red Book of the Belarusian SSR: rare and endangered species of animals and plants]. under. general. Editorship Kazlou A. Minsk, Belaruskaja Savieckaja encyklopedyja imia P. Broŭki, 1981, 286 p. (In Belarussian)
10. *Flora Belarusi. Sosudistyje rasteniya v 6 t.* [Flora of Belarus. Vascular plants: in 6 volumes.]. under. general. Editorship V. Parfenov. Minsk, Belaruskaja navuka, 2009, 199 p. (In Russian)
11. *Salvinia natans (L.) All.* A Community for Naturalist. Available at: https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=168405. (accessed: 13.03.2025).
12. Kalendar R., Antonius K., Smýkal P., Schulman A. IPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation. *TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet.* 2010. Vol. 121, no. 8, pp. 1419–1430.
13. Mialik A.N., Kruchonok A.V., Gulis A.L. *Novyye floristicheskiye nakhodki redkikh i okhranyayemykh aborigennykh vidov na territorii Belarusi.* [New floristic discoveries of rare and protected native species in Belarus]. *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universitetata im. F. Skoriny. Yestestvennyye nauki.* [News of Gomel State University named after F. Skorina. Natural Sciences]. 2021, no 3 (126), pp. 48–54. (In Russian)
14. Balcevicz, P. *Salvinia natans.* Researchgrade Observations. 2022. A Community for Naturalist. Available at: <https://www.inaturalist.org/observations/137337713> (accessed: 13.03.2025).
15. Kravchuk, S. *Salvinia natans.* Researchgrade Observations. 2022. A Community for Naturalist. Available at: <https://www.inaturalist.org/observations/187792467>. (accessed: 13.03.2025).
16. Savitskaya K.L. *Struktura flory vodoyemov i vodotokov Pukhovichskoy ravнины* [The structure of the flora of reservoirs and watercourses of the Pukhovichi plain]. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (research)]. 2024, no 53, pp. 28–37 (In Russian)
17. Konotop N.K., Vinogradova Yu.S., Chemeris E.V., Bobrov A.A. *Redok li v Rossii vodnyy paporotnik Salvinia natans (Salviniaceae)?* [Is the aquatic fern *Salvinia natans* (Salviniaceae) rare in Russia?]. *Biologiya vnutrennikh vod* [Biology of inland waters]. 2023, no 2, pp. 134–145. (In Russian)

18. Kaydanov, L. Z. Genetika populyatsiy [Population Genetics]. Moscow, Vysshaya shkola, 1996, 320 p. (In Russian)
19. Rove C, Hauber D., Wolf P. Genomic Variation of Introduced *Salvinia minima* in South-eastern United States. Aquatic Botany, 2018, no 151. DOI:10.1016/j.aquabot.2018.07.011.
20. Smith A. Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity. PNAS. 2020. Vol. 117, no 8, pp. 4218–4227.

Received 21.03.2025